Sonderabdruck aus „Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre“.
Band I. 1909. Heft 4.

IV

Über Vererbungsgesetze beim Menschen.

Von Dr. med. **Wilhelm Weinberg** in Stuttgart.

I. Allgemeiner Teil.

1. Einleitung.

Die vorliegende Arbeit befaßt sich mit der Frage, ob und wie weit es möglich ist, trotz der Unmöglichkeit des direkten Experimentes den Fragen der Vererbung beim Menschen nachzugehen, mit der Bedeutung der bisher aufgestellten Vererbungsgesetze und mit eigenen Versuchen zur Auffindung von solchen.

Zwei Fragen können die Erforschung der Vererbung beim Menschen beschäftigen, sie lauten:

1. Welche Eigenschaften sind überhaupt erblich?

2. Welche Gesetze beherrschen die Vererbung überhaupt und bei bestimmten Eigenschaften?

Im folgenden soll nur die zweite Frage ausführlich behandelt werden. Die erste sei hier nur insoweit kurz gestreift, als die Geschichte der Versuche zu ihrer Lösung geeignet ist, auch auf die Untersuchung der zweiten Frage fördernd einzuwirken.

Der Nachweis der Vererbung bestimmter Erscheinungen beim Menschen bewegte sich lange in den Bahnen der Kasuistik. Man begnügte sich damit, Fälle zu sammeln, in denen bestimmte Erscheinungen mehrfach in einer Familie aufgetreten waren, und derartige Erfahrungen in Form von Stammbäumen darzustellen. Mit der einfachen Tatsache der kasuistischen Beobachtung solcher Zusammenhänge glaubten und glauben jetzt noch viele Autoren das Bestehen von Vererbung bei einer Eigenschaft bereits nachgewiesen zu haben. Je häufiger nun eine Erscheinung überhaupt vorkam, um so leichter war es, derartige Familien zu finden, und um so fester setzte sich dementsprechend die Ansicht von der Erblichkeit derartiger Erscheinungen in den Köpfen der Autoren fest. Die Erkenntnis, daß solche Zusammenhänge auch bei nicht erblichen Ursachen einer Eigenschaft sich nach den Regeln der

Wahrscheinlichkeitsrechnung mit einer gewissen Häufigkeit einstellen müssen, führte nun zunächst zu dem Bestreben, nachzuweisen, daß derartige Erscheinungen auffallend häufig seien. Diesem Bestreben fehlte jedoch so lange die Beweiskraft, als man nicht imstande war, die gefundenen Prozentsätze familiärer Beziehungen mit den Ergebnissen der Wahrscheinlichkeitsrechnung zu vergleichen und aus dem Bestehen von Unterschieden zwischen erfahrungsmäßiger und erwartungsmäßiger Häufigkeit eines familiären Zusammenhangs bestimmter Erscheinungen auf das Bestehen besonderer Ursachen dieser Zusammenhänge zu schließen. Diese besonderen Ursachen können nun aber auch in besonderen Einflüssen äußerer Umstände bestehen, welche bei Gliedern einer Familie in nahezu gleicher Weise wirken und daher das häufigere Eintreffen derselben Erscheinung bei einer Familie verursachen. Es genügt aus diesem Grunde für den Nachweis der Vererbung nicht, die Häufigkeit einer Erscheinung in den Familien bestimmter Individuen zu vergleichen mit ihrer Häufigkeit bei der Gesamtheit oder bei den Familien zufällig ausgewählter Individuen. Ein strikter Nachweis erblicher Einflüsse kann vielmehr, wie ich mehrfach ausgeführt habe, nur dann geführt werden, wenn bei den verglichenen Gruppen von Individuen oder Familien die Wirkung der äußeren Umstände einen gleich starken Einfluß hatte, so daß bei einem Vergleich das Vorhandensein solcher Wirkungen des Milieus keine Störung verursacht oder Unterschiede vortäuscht, die tatsächlich nicht auf erblicher Grundlage beruhen. Da beim Menschen die Wirkung äußerer Umstände sehr nahe zusammenhängt mit sozialen Unterschieden, so handelt es sich wesentlich darum, die Wirkung sozialer Faktoren auszuschalten. Dies kann geschehen, indem man nur bestimmte soziale Klassen untersucht, oder indem man nur solche Gruppen vergleicht, deren durchschnittliche soziale Zusammensetzung identisch ist. Dieser Forderung trägt z. B. der von mir mehrfach angewandte Vergleich der Familien bestimmter Individuen mit denjenigen ihrer Ehegatten in weitgehender Weise Rechnung, wie ich direkt nachweisen konnte.

Unabhängig von diesen Bestrebungen des Nachweises der überhaupt bestehenden Erblichkeit bestimmter Erscheinungen hat sich in England unter der Führung Galtons eine biometrische Schule entwickelt, deren Streben von Anfang dahin ging, das Bestehen bestimmter Vererbungsgesetze beim Menschen festzustellen. Die Lehre von den latenten Anlagen, der Regression der Verwandten und dem durchschnittlichen Anteil der einzelnen Ahnen an der Bestimmung des Individuums sind die wesentlichsten allgemeinen Ergebnisse dieser Richtung

der Forschung, die im Gegensatz zu den bisher geschilderten Bestrebungen von vornherein ihre Probleme nach den exakten Grundsätzen der Wahrscheinlichkeitsrechnung und somit nach wahrhaft statistischen Gesichtspunkten behandelte. Die Lehre GALTONS, daß die sichtbaren Eigenschaften der Eltern das Individuum nicht ausschließlich bestimmen, und daß für die Erklärung des Individuums das Wiederauftauchen latenter Eigenschaften der Eltern in Betracht gezogen werden muß, scheint nun namentlich mit Rücksicht auf die Bedeutung, welche die Lehre von den latenten Eigenschaften durch die Wiederentdeckung und weitere Ausgestaltung der MENDELschen Regel inzwischen erlangt hat, ein Beweis für die selbständige Bedeutung der statistischen Methode zu sein, welche sie direkt an die Seite des Experiments stellt. Denn wenn man auch die Lehre von der Regression als ein rein statistisches Gesetz betrachten kann, so hat die Aufstellung der Lehre von den latenten Elementen doch zweifellos einen ganz ausgesprochen biologischen Charakter. Inzwischen ist aber die Bedeutung der Lehre GALTONS und der Leistungen der biometrischen Schule überhaupt durch das von JOHANNSEN aufgestellte Prinzip der reinen Linien erheblich erschüttert worden, nach welchem die Regression der Verwandten bestimmter Individuen lediglich als eine Folge der Vermischung verschiedener Typen in der Bevölkerung erscheint. Mit der Betonung des Satzes, daß die meßbaren Eigenschaften der Individuen teilweise durch zufällige Abweichungen vom Typus der Linie bestimmt werden, taucht auch die Frage auf, ob die Lehre von den latenten Elementen überhaupt zur Erklärung der biometrisch festgestellten Tatsachen notwendig war und ob sie nicht nur eine auf die Fälle der Dominanz bestimmter Merkmale beschränkte Geltung hat. Dies scheint auch aus gewissen Erfahrungen der Bastardlehre hervorzugehen.

Der Fehler der biometrischen Schule scheint also unter dem Gesichtspunkt der Ausführungen JOHANNSENS darin zu bestehen, daß sie trotz Anerkennung der Möglichkeit äußerer Einflüsse, deren Bedeutung unterschätzt und bei der Erklärung der gefundenen Tatsachen nicht berücksichtigt hat.

Die Frage, ob mit Hilfe statistischer Methoden biologische Vererbungsgesetze gefunden oder im Einzelfall nachgewiesen werden können, ist also durch JOHANNSENS Arbeit von neuem in Fluß gekommen.

Es erscheint daher zunächst notwendig, sowohl die von der biometrischen Schule gefundenen Tatsachen als auch die Tragweite des

von JOHANNSEN aufgestellten Prinzips der neuen Linien einer kritischen Durchsicht zu unterziehen. Weiterhin ist es unumgänglich notwendig, die wesentlichsten Ergebnisse der Bastardlehre zu berücksichtigen. Auf Grund einer solchen Untersuchung läßt sich dann die Frage erörtern, ob es möglich ist, den Einfluß des Zufalles bei statistischen Untersuchungen über Vererbung in einer Weise auszuschalten, daß die Wirkung bestimmter Vererbungsgesetze klar zutage tritt, und in welcher Weise sich diese bei bestimmten genealogischen Richtungen der Untersuchung äußern muß.

2. Grundlagen der Untersuchung.

A. Methode.

Statistik und Experiment bei der Vererbung. Panmixie und Inzucht.

Die statistische Untersuchung der Vererbung geht von verschiedenen Gruppen unter sich anscheinend gleichartiger Individuen aus und erforscht die Wirkung der Unterschiede der verglichenen Gruppen auf die Zusammensetzung der Verwandtschaft oder deren Durchschnittsmaße in bezug auf eine bestimmte Eigenschaft. Dabei bringt es schon die beim Menschen häufig bestehende Schwierigkeit, die Nachkommenschaft von beobachteten Zeitgenossen lange genug zu verfolgen, mit sich, daß man auch die Aszendenz und Seitenverwandtschaft in den Kreis der Untersuchung einbeziehen muß, um genügend reichliche Erfahrungen zu sammeln. Im Gegensatz hierzu stellt das Experiment des Biologen nur die Nachkommenschaft bestimmter Kreuzungen fest und legt auf die Kenntnis der Vorfahren gekreuzter Individuen nur insoweit Wert, als diese eine genauere Beurteilung der bei der Kreuzung in Betracht kommenden Erbqualitäten gewährt. Die Züchtungsversuche bestehen teils in Paarung gleichartiger, teils in der Kreuzung verschiedenartiger Individuen. Erstere bezeichnet man als Inzucht. Die exakteste Form der Inzucht erreicht man bei Pflanzen durch Selbstbestäubung. Bei Tieren ist die Inzucht oft nur eine vermeintliche, indem die Gleichheit der äußeren Eigenschaften eine Gleichheit der Erbqualitäten nur vortäuscht. Die Kenntnis der Ahnentafel der gekreuzten Individuen ist geeignet, derartige Irrtümer bis zu einem gewissen Grade vermeidbar zu machen.

Das Experiment ermöglicht es nun, die Ergebnisse der einzelnen Kreuzungen für sich zu betrachten und aus dem Vergleich der Ergebnisse bei den einzelnen Kreuzungsarten Schlüsse zu ziehen. Hingegen

liefert die statistische Untersuchung nur das Gesamtresultat einer Anzahl von verschiedenartigen Kreuzungen. Ist man nun imstande, das Ergebnis jeder einzelnen Kreuzung vorauszusagen, so wird dies auch bei einer Vielheit von Kreuzungen möglich sein, sofern man nur die Verteilung der verschiedenen Kreuzungen und ihre Fruchtbarkeit kennt. Umgekehrt fragt es sich nun, ob man aus dem bestimmten Durchschnittsergebnis einer Anzahl von Kreuzungen, wie sie eine Bevölkerung liefert, ebenso zutreffende Schlüsse auf das Bestehen bestimmter Vererbungsprinzipien ziehen kann wie bei dem einzelnen wohlüberlegten Kreuzungsexperiment. Dies ist offenbar nur möglich, wenn der allgemeine Plan bekannt ist, der die relative Häufigkeit der Kreuzungen in einer Bevölkerung regelt. Beim Menschen beruht dieser Plan häufig auf einem völligen Mangel an Auslese bei den einzelnen Kreuzungen, auf Panmixie. Die Folgen bestimmter Vererbungstendenzen lassen sich nun mit Hilfe der Gesetze des Zufalls oder der Wahrscheinlichkeitsrechnung voraussagen, wenn dieser ausschließlich obwaltet, also Panmixie stattfindet. Es muß daher auch bis zu einem gewissen Grade möglich sein, aus der Tatsache des Bestehens von Panmixie und der Übereinstimmung der tatsächlich gefundenen Verteilungs- oder Durchschnittszahlen mit der Wahrscheinlichkeitsrechnung auf das Bestehen eines bestimmten Vererbungsprinzips zu schließen.

Auch bei jedem anderen Kreuzungsplan, reiner Inzucht sowohl wie bestimmten Gemischen von Inzucht und Panmixie müssen sich charakteristische erwartungsmäßige Zahlen für jede Art von Vererbungsprinzip ergeben. Die reine Panmixie hat jedoch den Vorteil, verhältnismäßig einfache Berechnungen zu ermöglichen. Vergleichbar werden verschiedene Untersuchungsresultate nur, wenn man sie auf denselben Kreuzungsplan reduziert.

Das Walten eines bestimmten Kreuzungsplanes in einer Bevölkerung hat nun die Folge, daß nicht nur die Deszendenz bestimmter Individuen, sondern auch deren Eltern, Geschwister und sonstige Verwandte eine Zusammensetzung und Durchschnittsmaße aufweisen, welche mit dem einer untersuchten Eigenschaft eigentümlichen Vererbungsprinzip in Beziehung stehen. Hierauf beruht die Möglichkeit einer genealogischen Untersuchung von Vererbungsproblemen beim Menschen und erhält zugleich die Vererbungsforschung beim Menschen auch einen gewissen berechtigten selbständigen Charakter.

Es erhebt sich nun die Frage, wie verschiedene Vererbungsprinzipien die Zusammensetzung der Verwandtschaft bestimmter Individuen beeinflussen, je nachdem ein bestimmter allgemeiner Kreuzungsplan

eine Bevölkerung beherrscht, und wie weit sich die hieraus ergebenden charakteristischen Beziehungen zwischen verschiedenen Verwandtschaftsgraden durch die Einwirkung des Zufalls, d. h. der äußeren Umstände, auf die ererbten Anlagen der Individuen einer Bevölkerung modifiziert und verdeckt werden. Der Beantwortung dieser Frage strebt, wenn auch teilweise auf notwendigen Umwegen, die ganze vorliegende Untersuchung zu.

B. Tatsachen.

a) Allgemeine Ergebnisse der biologischen Erforschung der Vererbung.

So wenig die Erforschung der Vererbung beim Menschen die allgemeinen Gundsätze statistischer Fragestellung vernachlässigen darf, vielmehr diese lediglich auf das besondere Objekt der Vererbung anzuwenden hat, ebensosehr muß sie den grundlegenden durch Experimente an Pflanzen und Tieren gewonnenen Tatsachen und Theorien Rechnung tragen.

Von besonderer Wichtigkeit sind hier folgende Ergebnisse der Bastardlehre[1]):

Die verschiedenen Eigenschaften einer und derselben Art oder Rasse vererben sich selbständig und nach verschiedenen Vererbungsgesetzen oder Vererbungsprinzipien. Daher muß die Vererbung der einzelnen Eigenschaften gesondert untersucht werden.

Dabei kommen zwei Hauptprinzipien in Betracht:

1. Vermischende Vererbung (blending inheritance). Die Anlagen beider Eltern durchdringen sich im Nachkommen vollständig, aus dieser Vermischung geht ein einziger Bastard hervor (F_1-Generation). Derartige Bastarde sind konstant und verhalten sich wie reine Rassen, ihre Kreuzung ergibt eine ihnen völlig ähnliche F_2-Generation. Rückkreuzung mit den Typen der Eltern ergibt weitere konstante Zwischenformen. Die Bastarde stellen meist annähernd, aber nicht völlig ein Mittel zwischen den beiden Eltern dar, sind also nicht völlig intermediär, sondern goneoklin, d. h. dem einen der Eltern etwas ähnlicher als dem andern. Latente Anlagen kommen hier nicht in Betracht.

2. Alternative Vererbung. Unterscheiden sich zwei Rassen nur durch ein Merkmal einer Eigenschaft, so entsteht durch ihre Kreuzung

---

[1]) Ich darf hier wohl darauf verzichten, die Verdienste von Mendel, Correns, Tschermak, de Vries, Häcker und Bateson, deren Arbeiten ich als bekannt voraussetze, auf diesem Gebiete im einzelnen zu zitieren.

als F_1-Generation nur ein einziger Bastard. Dieser kann dem einen der Eltern völlig gleichen oder nur ihm ähnlicher sein als dem anderen oder ein Mittel zwischen beiden Eltern darstellen, also völlig einseitig, goneoklin, oder intermediär sein. Im ersteren Falle dominiert das eine Merkmal völlig über das andere, im zweiten nur teilweise, das andere Merkmal ist also völlig oder teilweise rezessiv, beide Merkmale sind ungleichwertig (Prävalenzregel), im dritten Falle sind die Merkmale gleichwertig. Kreuzung der Bastarde unter sich ergibt eine F_2-Generation, bestehend aus je $\frac{1}{4}$ Vertreter der gekreuzten Rassen und $\frac{1}{2}$ Bastarde, welch letztere denen der F_1-Generation gleichen. Bei völligem Dominieren des einen Merkmals über das andere ergibt sich eine F_2-Generation, bestehend aus $\frac{3}{4}$ Vertretern des dominierenden und $\frac{1}{4}$ Vertretern des rezessiven Typus.

Rückkreuzung der Bastarde mit einem der beiden reinen Typen ergibt je zur Hälfte reine Typen (Homozygoten) und Bastardtypen (Heterozygoten).

Die rezessive Form kann also in der F_1-Generation völlig verschwinden und in der F_2-Generation wieder auftreten, hieraus erklärt sich das Überspringen von Generationen bei der Vererbung bestimmter Eigenschaften. Diese Verhältnisse erklären sich wie folgt: Die reinen Typen erben ihr Merkmal von väterlicher und mütterlicher Seite zugleich, sind also charakterisiert durch die Bezeichnungen A_1A_1 und A_2A_2. Von den beiden Anlagen jedes der gekreuzten Typen geht jeweils nur eine in die reife Keimzelle über und kombiniert sich bei der Befruchtung mit dem entsprechenden Merkmal der anderen Keimzelle, so daß der Bastard durch die Bezeichnung A_1A_2 charakterisiert ist. Die im Bastard vereinigten Merkmale A_1A_2 spalten sich wieder bei der Reifung der Keimzellen, so daß je die Hälfte der Keimzellen das Merkmals A_1, die andere A_2 enthält. Bei Kreuzung von Bastarden unter sich entspricht daher die Häufigkeit der möglichen neuen Kombinationen A_1A_1, A_1A_2, A_2A_1, A_2A_2 jeweils dem Produkte der Wahrscheinlichkeiten ihres Vorkommens in den beiden das Individuum konstituierenden Keimzellen, also für jede dieser Konstitutionen dem Wert $\frac{1}{2} \times \frac{1}{2} = \frac{1}{4}$.

Manche Eigenschaften werden nun nicht nur durch ein einziges Merkmalspaar A_1 und A_2 bestimmt (Monohybridismus), sondern durch zwei und mehrere (Dihybridismus, Polyhybridmus), die unabhängig voneinander spalten und von denen sich jedes Merkmalspaar für sich in der F_2-Generation im Verhältnis 1:2:1 bzw. 3:1 rekombiniert. Ist das zweite Merkmalspaar also B_1 und B_2, so erhält man aus der Kreuzung

von $A_1A_1\ B_1B_1$ mit $A_2A_2\ B_2B_2$ als F_1-Generation $A_1A_2\ B_1B_2$ und als F_2-Generation

$$\begin{aligned} &1\ A_1A_1\ B_1B_1 + 2\ A_1A_2\ B_1B_1 + 1\ A_2A_2\ B_1B_1 \\ +&2\ A_1A_1\ B_1B_2 + 4\ A_1A_2\ B_1B_2 + 2\ A_2A_2\ B_1B_2 \\ +&1\ A_1A_1\ B_2B_2 + 2\ A_2A_2\ B_1B_2 + 1\ A_2A_2\ B_2B_2. \end{aligned}$$

Bei völligem Dominieren von A_1 und B_1 über A_2 bzw. B_2 erhält man, indem $A_1A_1 = A_1A_2 = D_a$, $A_2A_2 = R_a$, $B_1B_1 = B_1B_2 = D_b$, $B_2B_2 = R_b$ gesetzt werden kann, nur 4 Formen der F_2-Generation im Verhältnis

$$9\ D_aD_b + 3\ D_aR_b + 3\ R_aD_b + R_aR_b.$$

Beeinflussen sich die beiden oder mehrere Merkmalspaare gegenseitig (komplizierter Polyhybridismus), so können die Bastarde Eigenschaften aufweisen, welche keinem der Eltern eigen waren, (Kryptohybridismus oder Hybridatavismus). Dieses Verhältnis hat mit dem Wiederauftreten der beim Bastard latenten rezessiven Eigenschaft in der F_2-Generation nichts zu tun.

Während nun das Experiment nur mit je zwei allelomorphen Merkmalen rechnet, die sich miteinander kombinieren und voneinander wieder abspalten, muß man damit rechenen, daß in der Natur tatsächlich ganze Reihen solcher allelomorpher Merkmale vorkommen, von denen sich je zwei zu einem monohybriden Typus kombinieren können, und daß sich auch die polyhybriden Typen aus mehreren Reihen allelomorpher oder korrespondierender Merkmale kombinieren.

So dominiert z. B. braune Augenfarbe beim Menschen über Grau-Blau und Albinismus, Grau über Blau und Albinismus, Blau über Albinismus nach den einfachen Regeln des Monohybridismus. Man hat also hier mit mindestens 4 korrespondierenden Merkmalen A_1, A_2, A_3, A_4 zu rechnen, wobei, wenn A_4 = Braun, A_3 = Grau, A_2 = Blau, A_1 = Albinismus ist, $A_1A_4 = A_2A_4 = A_3A_4 = A_4A_4$ Braun,

$A_1A_3 = A_2A_3 = A_3A_3$	Grau
$A_1A_2 = A_2A_2$	Blau,
A_1A_1	Albinismus

darstellt. In Wirklichkeit dürfte sich bei Unterscheidung der Nuancen von Braun, Grau und Blau eine weit größere Reihe von korrespondierenden Merkmalen herausstellen.

Das Experiment kann dabei jeweils nur zwei Gruppen ohne Rücksicht auf die feineren Nuancen unterscheiden, sofern aber nur die Grenze stets bei derselben Nuance gezogen wird, wird eine Kreuzung von Bastarden aus den beiden Gruppen stets das einfache Verhältnis 3 : 1 ergeben.

Mit anderen Worten, es ist gleichgültig, ob man Braun allein allen anderen Augenfarben als dominierenden Typus gegenüber stellt, oder Braun und Grau zusammen gegenüber Blau und Albinismus, oder endlich Braun, Grau und Blau gegenüber Albinismus allein.

Stets wird die Kreuzung der einen Gruppe mit der andern bei völliger Dominanz eine nur Formen der ersten Gruppe darstellende F_1-Generation und Inzucht bei diesen Formen die zweiten Gruppe nur mit der Gesamthäufigkeit ¼ ergeben.

Der von den englischen Biometrikern gegen die Bedeutung der alternativen Vererbung erhobene Einwand, daß sie die Nuancen der Eigenschaften nicht genügend berücksichtige, ist also deshalb belanglos, weil die charakteristischen Erscheinungen der alternativen Vererbung auch bei noch so vielen Nuancen zum Vorschein kommen müssen, wenn nur die Abgrenzung zweier summarisch vereinigten Nuancengruppen stets dieselbe bleibt.

Den verschiedenen Merkmalsreihen, deren Kombinationen zu je zweien die Eigenschaft eines Individuums oder Typus bei Polyhybridismus determinieren, kommt dabei eine verschiedene biologische Bedeutung zu, sie stellen die verschiedenen Faktoren dar, welche den Gesamteindruck einer einheitlichen Eigenschaft hervorrufen. Es ist daher eine Hypothese wie die PEARSONS, wonach eine polyhybride Eigenschaft durch eine ganze Reihe gleichbedeutender Merkmalspaare bedingt wird, lediglich von rein mathematischer Bedeutung und trägt den biologischen Tatsachen in verschiedener Hinsicht keine Rechnung.

Die Spaltung der elterlichen Merkmale ist nun aber keine absolut vollkommene, sondern es findet ein geringer Grad von Durchdringung statt. Den dominierenden Formen der F_2-Generation haftet ein geringer Anflug des rezessiven Merkmals an, umgekehrt der rezessiven Form ein Teil des dominierenden. Zwischen vermischender und spaltender Vererbung ist also keine ganz scharfe Grenze. Mit der Zeit muß die Wiederholung dieses Vorgangs zum Auftreten zahlreicher Zwischenformen zwischen den ursprünglichen reinen Typen führen; jedoch kann die jeweilige Vermischung so gering sein, daß ihr Erfolg erst im Verlaufe vieler Generationen merklich zutage tritt.

Die Vererbungsgesetze der Mutationskreuzungen, bei denen bereits in der F_1-Generation zwei Bastarde auftreten, die entweder konstant sind oder in der F_2-Generation weiter spalten, müssen als seltenere Abarten der alternativen Vererbung aufgefaßt werden und können hier außer Betracht bleiben, ebenso die Mosaikvererbung, deren Feststellung ohnehin keine Schwierigkeiten bietet.

Sowohl das Vorkommen polyhybrider Eigenschaften wie die Notwendigkeit der Annahme ganzer Reihen allelomorpher Merkmale und endlich die Unvollkommenheit der Spaltung müssen zu einem Auftreten zahlreicher erblicher Abstufungen einer Eigenschaft führen.

Die tatsächliche Variabilität der sichtbaren Eigenschaften der Individuen beruht aber nicht nur auf der Verschiedenheit der erblichen Anlagen, sondern auch auf dem modifizierenden Einfluß der äußeren Umstände. Dieser kann alle möglichen Übergänge hervorrufen, so daß die graphische Darstellung der tatsächlichen Abstufungen eine kontinuierliche Kurve ergibt, die häufig der GAUSS-LALPACEschen Kurve der zufälligen Beobachtungsfehler ähnelt. Im Gegensatz zu diesem „fluktuierenden" Charakter der Modifikationen muß man prinzipiell für die erblichen Typen eine sprungweise, „diskontinuierliche" Abstufung annehmen. Da jedoch die Sprünge zwischen zwei Typen sehr gering sein können, so hat diese Unterscheidung keine große praktische Bedeutung.

Der Charakter der Häufigkeitskurve der beobachteten Abstufungen einer Eigenschaft entscheidet also nicht ohne Weiteres über das Maß des Einflusses, den die äußeren Umstände auf die Entstehung der tatsächlichen Abstufungen der Eigenschaften ausüben. Lediglich das eine ist festzuhalten, daß man ein beobachtetes Maß einer Eigenschaft mit Rücksicht auf den möglichen Einfluß der äußeren Umstände nicht ohne weiteres für im vollen Betrage erblich halten darf.

Aus den Tatsachen der Bastardlehre ergeben sich nun folgende Fragen:

Läßt sich beim Menschen mit Hilfe statistischer Methoden das Vorhandensein einfacher Vermischung oder alternierender Vererbung oder das wesentliche Vorwiegen eines dieser Vererbungsprinzipien nachweisen? Läßt sich ferner im Falle des Bestehens alternierender Vererbung das Dominieren und die Rezessivität bestimmter Abstufungen einer Eigenschaft, der Grad der Praevalenz, die Zahl der erblichen Typen und der Grad der Kompliziertheit der alternativen Vererbung feststellen?

Eng damit zusammen hängt die Frage, ob eine Vererbung sogenannter individueller Eigenschaften auf Grund des Bestehens zahlreicher erblicher Typen möglich ist.

Die Untersuchungen von BATESON u. a. haben zwar bewiesen, daß bei gewissen Eigenschaften der Menschen das Bestehen MENDELscher Vererbung anzunehmen und der Nachweis der rezessiven und dominierenden Merkmale möglich ist. Die angewandte Methode eignet sich jedoch

nur für solche Eigenschaften, die auffallend selten vorkommen. Hier erhält die statistische Untersuchung wegen der Einfachheit ihrer Voraussetzungen direkt den Charakter des Experimentes. Gerade für das Verständnis der alltäglichen und damit auch praktisch wichtigeren Erscheinungen der Vererbung sind aber die von BATESON angewandten Methoden und Voraussetzungen unbrauchbar, weil sie nur einen Spezialfall treffen. Hier kann es sich nur darum handeln, die Wirkung bestimmter Vererbungsprinzipien auf die Zusammensetzung und damit auch auf die Durchschnittsmaße der Verwandtschaft bestimmter Individuen festzustellen und nachzusehen, ob sich hier charakteristische Unterschiede der Wirkung ergeben, welche umgekehrt auch Schlüsse auf das Vorhandensein bestimmter Vererbungsgesetze aus der Zusammensetzung und den Durchschnittsmaßen der Verwandtschaft gestatten. Von besonderer Wichtigkeit für solche Untersuchungen sind Eigenschaften, die in irgend einer Weise meßbar sind, sogenannte meristische Eigenschaften, mit denen sich die statistische Forschung in besonderem Maße zu beschäftigen hat.

b) Statistische Nachweise von Vererbungsgesetzen.

Das Verdienst, die Fragen der Vererbung beim Menschen erstmals nach exakten statistischen und mathematischen Grundsätzen behandelt zu haben, gebührt FRANCIS GALTON.

GALTON ging von der Beobachtung aus, daß die Söhne geistig hervorragender Personen auffallend häufig Durchschnittsmenschen sind und suchte die Ursachen dieser Erscheinung aufzuklären. Er wies nach, daß in bezug auf zahlreiche Eigenschaften Panmixie stattfindet. Er sammelte weiterhin Material über eine Reihe von Eigenschaften, Körpergröße, Augenfarbe, bestimmte geistige Eigenschaften und krankhafte Anlagen. Soweit diese Eigenschaften nicht direkt meßbar waren, benutzte er die Tatsache der Anordnung vieler Eigenschaften nach der Fehlerkurve, um sie meßbar zu machen.

Er faßte nun alle Individuen mit gleichem Maße x einer Eigenschaft zu Gruppen zusammen und bestimmte für jede dieser Gruppen das entsprechende Durchschnittsmaß y verschiedener Grade ihrer Verwandten. Dabei zeigte sich allgemein, daß die Abweichung des Durchschnittsmaßes der Verwandten von dem Durchschnittsmaß g der untersuchten Gesamtheit, also y—g, geringer war, als die Abweichung x—g der entsprechenden Gruppe von Individuen, von denen die Untersuchung ausging. Diese Annäherung der Verwandten an den Durchschnitt der Gesamtheit bezeichnete GALTON als Regression und als

ihr Maß bezeichnete er das Verhältnis der verwandtschaftlichen Abweichung zur individuellen Abweichung, also den Wert

$$\frac{y—g}{x—g}$$

Galtons Schüler, Pearson, der die Theorie der Vererbung durch zahlreiche mathematische Arbeiten bereichert hat, bezeichnete dieses Verhältnis, welches gleichzeitig ein Maß der Ähnlichkeit zwischen Verwandten darstellt, als Korrelation. Regression stellt für ihn nur die Tatsache dar, daß die Ähnlichkeit nicht vollständig ist, sie erscheint daher vollständig, wenn das Maß der Verwandten dasjenige der Bevölkerung die Korrelation also = o ist, somit keine spezifische Ähnlichkeit von Verwandten in bezug auf eine Eigenschaft besteht. Diese Bezeichnungen sind im folgenden im Sinne Pearsons gebraucht.

Pearson hat ferner gezeigt, wie sich mit Hilfe des Begriffes der Korrelation und Regression auch der Grad der Auslese zwischen Ehegatten bestimmen läßt. Findet eine Auswahl der Ehegatten nach bestimmten Eigenschaften nicht statt, bestimmt vielmehr nur der Zufall die Häufigkeit bestimmter Verbindungen, so wird die Gesamtheit der Ehefrauen jeder bestimmten Gruppe männlicher Individuen dieselbe Verteilung und daher auch dasselbe Durchschnittsmaß (g) zeigen, wie die Gesamtheit der Bevölkerung. Es findet also bei Panmixie bei den Ehegatten bestimmter Individuen eine vollständige Regression nach dem Durchschnittsmaß der Bevölkerung statt und die Korrelation oder Ähnlichkeit ist $\frac{g—g}{x—g} = o$. Findet hingegen völlige Inzucht statt, so ist die Ähnlichkeit der Ehegatten vollständig oder $\frac{x—g}{x—g} = 1$, eine Regression nach dem Durchschnitt findet nicht statt. Indem man also die Korrelation der Ehegatten bestimmter Individuen feststellt, und zwar für alle vorhandenen Gruppen, ergibt das erhaltene Durchschnittsmaß der Korrelation Aufschluß darüber, ob die Ehen durch Panmixie, Inzucht oder ein Mittelding zwischen beiden bestimmt werden.

Galton hat nun zumeist Material untersucht, bei dem er das Bestehen von Panmixie nachweisen konnte. In diesem Falle war bei Untersuchungen an Gruppen, bei denen je der eine Ehegatte das gleiche Maß hatte, das der anderen Ehegatten durchschnittlich = g und somit das Durchschnittsmaß der Ehegatten $\frac{x + g}{2}$, ihre Abweichung vom Durchschnitt der Bevölkerung $\frac{x + g}{2} —g = \frac{x—g}{2}$. Wenn nun die Kinder durch-

schnittlich ein Mittel zwischen ihren Eltern darstellen, muß sich ihr Maß $= \frac{x+g}{2}$ und somit ihre Abweichung vom Maß der Bevölkerung $= \frac{x-g}{2}$ ergeben, sie verhält sich also zu der Abweichung x—g bestimmter Väter wie $\frac{x-g}{2} : x-g$ oder die Korrelation der Kinder bestimmter Väter ist in diesem Falle $= \frac{1}{2}$. Beim Vergleich der durchschnittlichen Abweichung der Kinder mit der Abweichung des Mittels beider Eltern ergibt sich, daß beide Werte $\frac{x-g}{2}$ betragen, die Korrelation muß also in diesem Falle 1 betragen, eine Regression findet hier nicht statt. GALTON fand nun aber bei dem Vergleich der Kinder mit ihren bestimmten Vätern nur eine Korrelation $= \frac{1}{3}$, statt $\frac{1}{2}$, und ebenso bei dem Vergleich der Kinder mit dem Durchschnitt zwischen Vater und Mutter (Durchschnittselter) nur eine Korrelation von $\frac{2}{3}$ statt 1. PEARSON fand allerdings später höhere Korrelationswerte für dieselben Eigenschaften wie GALTON, diese entstammen aber nicht einer reinen Panmixie, sondern einer nicht geringen Tendenz zur Auslese ähnlicher Gatten[1]). Es darf also angenommen werden, daß dasselbe Material bei reiner Panmixie einen niedrigeren, und zwar dem von GALTON berechneten ziemlich nahen Korrelationswert ergeben hätte.

GALTON zog nun aus der Nichtübereinstimmung der von ihm gefundenen Korrelationen mit der Erwartung bei intermediären Nachkommen den Schluß, daß die sichtbaren Eigenschaften der Eltern nicht ausschließlich die Nachkommenschaft bestimmen. Den weiteren mitbestimmenden Faktor suchte er in der Existenz latenter Anlagen bei den Eltern, die bei den Nachkommen wieder sichtbar werden und bei den Vorfahren ebenfalls sichtbar waren. Da nun auch vom Durchschnitt meist abweichende Individuen in der Mehrzahl Durchschnittsmenschen zu Vorfahren haben, so erklärt sich die Regression der Kinder gegenüber den Eltern durch die Wirkung des latenten Ahnenerbes in den Eltern. Jeder Ahne trägt durchschnittlich einen bestimmten Anteil

---

[1]) So betrug die Korrelation zwischen den Ehegatten in bezug auf Körpergröße 0,2804, Länge des Vorderarmes 0,1989, Spannweite der Arme 0,1977. Ebenso beruht die Tatsache, daß SCHUSTER bei Taubstummheit eine Korrelation der Eltern = 0,62, bei Geschwistern sogar = 0,73 fand, auf der Tatsache, daß die Neigung der Taubstummen, miteinander Ehen einzugehen, sehr groß ist. Nicht weniger als 622 = 36% aller 1736 verheirateten Taubstummen hatten taubstumme Ehegatten. Die Resultate einer solchen Auslese können vollends mit den Verhältnissen bei Panmixie nicht verglichen werden.

zu den Eigenschaften des Individuums bei und man kann daher bei Kenntnis der Eigenschaften mehrerer Ahnenreihen der Eltern den Erfolg einer Kreuzung genauer vorhersagen als bei Kenntnis der sichtbaren Eigenschaften der Eltern allein.

GALTON fand ferner auch eine Korrelation der Eltern bestimmter Individuen = ⅓, während er für die Korrelation zwischen Geschwistern den Wert $^2/_3$ angibt. Dieser Wert stammt jedoch nicht aus demselben Material wie das für elterliche und kindliche Korrelation, den „RFF-data", obgleich auch diese verwertet werden konnten, sondern aus einem anderen, dem „Spezial-Data", bei denen das Vorhandensein von Panmixie nicht nachgewiesen wurde. Die RFFdata, die auf Panmixie beruhen, ergeben nur eine Korrelation = zwischen ½ und 0,375. Letztere Berechnung stammt von PEARSON.

Aus der Korrelation der Eltern, die er = ⅓ fand, berechnete GALTON die der Großeltern $=\frac{1}{3^2}$ und die der rten Ahnen $\frac{1}{3^r}$ und fand so eine rein geometrische Reihe der Ahnenkorrelationen. Es muß aber ausdrücklich hervorgehoben werden, daß diese Berechnung eine reine mathematische Konjektur darstellt und ihr Ergebnis den Tatsachen wenigstens bei reiner alternativer Vererbung nicht entspricht. Wenn GALTON trotzdem zu dem richtigen Satz gelangte, daß das Ergebnis einer Kreuzung um so genauer vorausgesagt werden kann, je genauer man die Ahnenreihe kennt, so kommt dies hauptsächlich auf Rechnung von GALTONS Lehre von den latenten Elementen und nicht auf GALTONS spezielle mathematische Formulierung des Verhältnisses der Ahnenkorrelationen. Tatsächlich spielt auch bei der Vorhersage der Ergebnisse von Kreuzungen MENDELscher Typen die Kenntnis der Ahnen eine nicht unwesentliche Rolle. Bei vollständiger Prävalenz kann man reine dominierende und Bastardtypen nicht unterscheiden und muß, auch wenn beide Eltern solcher Typen die dominierende Form besaßen, damit rechnen, daß irgend ein Vorfahre das rezessive Element besaß und latent auf das untersuchte Individuum übertrug. Je mehr Ahnen man untersucht, um so genauer läßt sich daher die Wahrscheinlichkeit bestimmen, daß man es mit einem reinen oder Bastardtypus zu tun hat, und eine um so genauer zutreffende Vorhersage des Erfolgs der Kreuzungen eines Individuums machen.

Eine ganz andere Erklärung des Zustandekommens der Regression als GALTON und seine Schule hat JOHANNSEN gegeben. Er wendet sich gegen GALTONS Auffassung der Bevölkerung als eines einzigen Typus, von dem die einzelnen Individuen mit ihren einzelnen Eigen-

schaften völlig erbliche Abweichungen darstellen und faßt seinerseits die Bevölkerung als eine diskontinuierliche Reihe mehrerer erblicher Typen einer Eigenschaft auf, von denen die einzelnen Individuen Abweichungen darstellen, die auf der Wirkung äußerer Ursachen beruhen und daher nicht erblich sind. Den populationistischen Untersuchungen GALTONS und seiner biometrischen Schule stellt er sein Prinzip der reinen Linien oder der individuellen Nachkommenbeurteilung gegenüber. Bei Selbstbefruchtung von ebenfalls durch Selbstbefruchtung erhaltenen und äußerlich sehr verschiedenen Geschwisterpflanzen erhielt er Enkelgruppen, innerhalb deren jeweils zahlreiche und weite Schwankungen der gemessenen Eigenschaften stattfanden, deren Durchschnittsmaße aber identisch waren. Während also GALTON eine unvollkommene Regression auf den Typus der Bevölkerung fand, findet JOHANNSEN eine vollständige Regression auf den Typus der Linie bzw. auf dessen temporäre Modifikation. Diesen Unterschied erklärt JOHANNSEN dadurch, daß die Individuen mit gleichem Maße aus zufälligen Abweichungen von verschiedenen Typen bestehen und daß der Durchschnittstypus allen Individuen mit gleichem Maße sichtbarer Eigenschaften nicht mit dem Durchschnittstypus der Bevölkerung identisch ist.

Auch bei dem Materiale GALTONS fand also nach JOHANNSENS Auffassung eine völlige Regression auf den Typus der Eltern statt. Es werden also nicht die individuellen Eigenschaften der Eltern, sondern nur der Typus vererbt.

Nach den Ausführungen von JOHANNSEN kann es scheinen, als hätte GALTON und seine Schule den Einfluß der äußeren Umstände bei seinen Untersuchungen über Regression völlig vernachlässigt. Dies ist nun nicht der Fall. GALTON selbst war jedenfalls bemüht, möglichst sozial homogenes Material zu erhalten, bei dem die wichtigen Einflüsse der Ernährung ausgeschaltet waren; er nahm offenbar an, daß damit die zufälligen Abweichungen der Individuen sich mit denen ihrer Gesamtheit decken und hierdurch der aus dem Zufall resultierende Fehler ausgeschaltet wird. Er führte auch die auffallend große Ähnlichkeit der Geschwister auf eine größere Ähnlichkeit der Ernährung zurück. Daß aber bei Berücksichtigung der allgemeinen Ernährung einer Bevölkerung doch zufällige individuelle Unterschiede auftreten können, geht allerdings aus JOHANNSENS Experimenten hervor. Die Frage ist nur, ob diese Zufälligkeiten so bedeutend waren, daß sie bei GALTONS Material einen erheblichen Einfluß hatten. Bei der Vererbung der Augenfarben ist dies entschieden zu verneinen.

Johannsen hat nun aber nicht untersucht, ob die von Galton gefundenen Regressionen tatsächlich vollständig auf Rechnung der äußeren Umstände kommen und es unterlassen, die von Galton berechneten Korrelation der Eltern und ihre Übereinstimmung mit derjenigen der Kinder zu erklären. Diese Erklärung wird sich nun aus dem folgenden Kapitel ergeben.

Daß mit Hilfe von Selbstbefruchtung Vererbungsgesetze nachzuweisen sind, hat nun bereits Mendel mit seinen Bastardkreuzungen bewiesen. Dabei erhielt er aber verschiedene Typen, je nach dem Grade der Dominanz und der Zahl der Merkmalspaare. Die Resultate Johannsens, der bei den Nachkommen aller untersuchten Geschwister stets denselben Typus fand, beweisen nur, daß er mit Eigenschaften gearbeitet hat, bei denen Vermischung der Anlagen und somit konstante Bastarde bestehen [1]).

Es ergibt sich also eben sowohl aus den Untersuchungen Johannsens wie aus denen Galtons die Frage, ob die von Galton gefundenen Regressionen, ihr Verhältnis bei Eltern und Kindern und namentlich auch die auffallende hohe Korrelation von Geschwistern ihre Erklärung nicht wenigstens teilweise in der Wirkung alternativer Vererbung finden. Die Antwort lautet auf Grund meiner nunmehr folgenden Untersuchungen bejahend.

Es muß aber bei dieser Gelegenheit ausdrücklich darauf hingewiesen werden, daß eine allzugroße Betonung des Prinzips der reinen Linien nicht nur der anthropologischen, sondern auch der zoologischen Erforschung von Gesetzen der Vererbung jede Berechtigung nehmen würde. Da es sich beim Menschen schließlich doch auch um Gewinnung praktisch verwertbarer Resultate handelt, so muß eine solche Anschauung a limine zurückgewiesen werden. Die folgenden Ausführungen werden beweisen, daß nicht nur bei Inzucht und vollends bei Selbstbefruchtung, sondern auch bei Panmixie, also bei Wirkung des Zufalls, sich Gesetzmäßigkeiten sowohl in der Häufigkeit der möglichen Kreuzungen wie im Aufbau der Bevölkerung ergeben müssen, die ihrerseits wieder zu charakteristischen Wirkungen der verschiedenen Vererbungsgesetze auf die Zusammensetzung der Verwandtschaft in jeder genealogischen Richtung führen. Mit Hilfe dieser Wirkungen läßt sich auch bis zu einem gewissen Grade die Wirkung der äußeren Umstände ausschließen.

(Fortsetzung folgt.)

---

[1]) Einem Vortrag von Johannsen auf dem 3. internat. Kongreß für Genetik entnehme ich, daß er teilweise auch mit Mendelschen Eigenschaften gearbeitet hat.